



2022
Lleida

27 · 1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022

ISBN 978-84-941695-6-4

© Sociedad Española de Ciencias Forestales



Organiza

Transectos europeos de masas mixtas y puras: tripletes en España y principales resultados

DEL RÍO, M.^{1,2}, RUIZ-PEINADO, R.^{1,2}, PRETZSCH, H.³, LÖF, M.⁴, ALDEA, J.⁴, BRAVO, F.^{5,2}, CALAMA, R.^{1,2}, COLL, L.⁶, ORDÓÑEZ, C.^{5,2}, PARDOS, M.^{1,2} y BRAVO-OVIEDO, A.⁷

¹ Departamento de Dinámica y Gestión Forestal. INIA-CSIC.

² Instituto Universitario de Investigación en Gestión Forestal Sostenible (iuFOR). UVA-INIA.

³ Chair for Forest Growth and Yield Science, Technical University München (TUM), Germany.

⁴ Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Sweden.

⁵ Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales, E.T.S de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid.

⁶ Departamento de Agricultura e Ingeniería Forestal, Universidad de Lleida.

⁷ Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.

Resumen

Diversificar la composición específica es una de las estrategias de adaptación de los sistemas forestales al cambio climático. Las masas mixtas pueden ofrecer una serie de ventajas frente a las puras, aunque los efectos de la mezcla varían entre composiciones específicas. En el marco de los proyectos europeos EUMIXFOR y REFORM se establecieron tres transectos formados por tripletes con el fin de estudiar el efecto de la mezcla en tres composiciones específicas importantes por su representatividad e interés forestal (pino silvestre mezclado con haya, con roble o con píceas). Cada triplete consta de una parcela mixta y dos parcelas puras de las respectivas especies. En este trabajo se presentan los tripletes instalados en España y los principales resultados obtenidos. La productividad es mayor en masas mixtas que en puras, siendo mayor la diferencia para la mezcla pino-haya. Las masas mixtas muestran una mayor diversidad estructural, con cambios en la alometría de las especies. Así mismo, la mezcla de especies promueve una mayor estabilidad temporal de la productividad, asociada con la asincronía del crecimiento entre especies. Finalmente, se observa que la mezcla modifica la respuesta a sequías extremas, aunque los resultados dependen de la especie y características del sitio.

Palabras clave

Diversidad de especies, productividad relativa, estructura de la masa, estabilidad temporal, resiliencia.

1. Introducción

En el contexto del cambio climático, la diversificación de especies se ha identificado como una de las principales medidas de adaptación (KOLSTRÖM et al., 2011). Las masas mixtas presentan en general una mayor estabilidad frente a perturbaciones bióticas y abióticas que las masas monoespecíficas (BAUHUS et al., 2017a; JACTEL et al., 2017). A su vez, existen claras evidencias de que una mayor riqueza de especies resulta en una mayor productividad, como se ha encontrado en distintas regiones, por ejemplo en bosques mediterráneos (VILÀ et al., 2007), templados y bosques boreales (PAQUETTE & MESSIER, 2011), así como a través de un metanálisis mundial (LIANG et al., 2016). Esta productividad más elevada y estable sugiere que las masas más diversas pueden ser capaces de secuestrar y almacenar más carbono que los bosques monoespecíficos (LIU et al., 2018). Igualmente, cada vez hay más trabajos que muestran que la diversidad de especies puede proporcionar una gama más amplia de servicios ecosistémicos (GAMFELDT et al., 2013; BROCKERHOFF et al., 2017; CALAMA et al., 2021).

Dentro de los bosques mixtos, las masas compuestas por dos especies tienen una gran importancia en la gestión forestal, tanto por la superficie que ocupan, como por la gran

potencialidad de transformación de masas monoespecíficas en masas mixtas de dos especies. Los estudios sobre el efecto de la mezcla de dos especies en el funcionamiento de los sistemas forestales muestran que los patrones encontrados al aumentar la diversidad de especies también se observan con dos especies. De este modo, hay trabajos que indican una mayor productividad, mayor resiliencia a sequías extremas, o mejor provisión de servicios ecosistémicos en masas mixtas con dos especies que en las respectivas masas monoespecíficas (p.ej. PRETZSCH et al., 2013; FELTON et al., 2016; RIOFRÍO et al., 2017).

Los principales mecanismos que explican una mayor productividad en masas mixtas son la complementariedad de nichos, que puede resultar en una reducción de la competencia, y la facilitación (KELTY, 1992). Dado que las especies utilizan de manera diferente los recursos disponibles, es esperable que los efectos de la mezcla de especies en la productividad cambien a lo largo de gradientes espaciales y temporales de las condiciones ambientales y disponibilidad de recursos (FORRESTER, 2014). Sin embargo, los estudios en los que se ha abordado esta variación espacio-temporal no son concluyentes, con diferentes resultados según la composición específica de la mezcla (TOÍGO et al., 2015a). Por lo tanto, para identificar el efecto de las condiciones ambientales sobre la productividad de una mezcla dada, el análisis debe llevarse a cabo a lo largo de un amplio gradiente ecológico.

La cuantificación de la estructura de una masa forestal es esencial para comprender y predecir su funcionamiento y para mantener y promover sus diversas funciones y servicios. La mezcla de especies puede aumentar la heterogeneidad estructural de una masa (PRETZSCH & SCHÜTZE, 2014), además de aumentar la capacidad de ocupación de la estación debido a la complementariedad entre especies en las características de la copa (Pretzsch, 2021). Por ejemplo, la presencia de especies con distinta tolerancia a la sombra puede tener un impacto importante en la productividad (WILLIAMS et al., 2017). Varios estudios han encontrado que una mayor diversidad en el dosel de copas y una mayor variación de tamaños resultan en una mayor productividad de la masa (RIOFRÍO et al., 2017; WILLIAMS et al., 2017; TORRESAN et al., 2020). Por lo tanto, el análisis del efecto de la mezcla de especies en la estructura de la masa puede ayudar a interpretar los resultados sobre su funcionamiento y aporta información sobre la estructura útil para la gestión (estabilidad, hábitat, valor de recreo, etc.).

Uno de los efectos positivos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los sistemas forestales es que aumenta la estabilidad temporal de la productividad (JUCKER et al., 2014). El principal mecanismo del efecto estabilizador de la mezcla de especies es la asincronía en el crecimiento de las especies que componen la masa (YUAN et al., 2019), que depende de la respuesta intrínseca de cada especie a la variabilidad de las condiciones ambientales y la interacción de especies. Recientemente, se ha demostrado el impacto de las condiciones climáticas en la estabilidad temporal de la productividad de los ecosistemas (GARCÍA-PALACIOS et al., 2018), pero su efecto apenas ha sido estudiado en sistemas forestales (JING et al., 2022).

La mezcla de especies puede mitigar el impacto de sequías extremas en el crecimiento del árbol (PRETZSCH et al., 2013) aunque cada vez hay más evidencias de que este efecto depende de la composición específica así como de las condiciones del sitio (GROSSIORD, 2020; PARDOS et al., 2021). Esta variación refleja la complejidad de las interacciones entre especies en masas mixtas que impide la generalización de los efectos de la mezcla de especies (DEL RÍO et al., 2021). Por lo tanto, son necesarios más estudios sobre la respuesta en crecimiento a sequías extremas en diferentes combinaciones de especies a lo largo de gradientes ambientales.

Existen diferentes tipos de fuentes de datos para analizar el efecto de la mezcla de especies, como experimentos, datos exploratorios o datos de inventarios forestales, que presentan distintas ventajas e inconvenientes según su representatividad, grado de control de

factores y su nivel de detalle (BAUHUS et al., 2017b) En investigación forestal, el número de parcelas permanentes en masas mixtas cuenta con representación solo de algunas mezclas de especie y, en general, no cubren un rango de condiciones de estación amplio. La realización de estudios exploratorios basados en parcelas temporales en los que se comparan masas mixtas y puras puede ser una alternativa para cubrir la falta de datos de experimentos (RUIZ-PEINADO et al., 2018).

Para determinar los efectos de la mezcla de especie, es conveniente disponer de la referencia de la dinámica en masa puras junto con los datos de masas mixtas. En el marco de la Acción Cost FP1206 EuMIXFOR, se inició el establecimiento de una red de parcelas temporales en Europa siguiendo esta aproximación de comparación de una masa mixta con las masas puras de las especies que componen la mezcla. De este modo, se estableció un transecto compuesto por 32 tripletes para investigar la mezcla de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y haya (*Fagus sylvatica* L.) a lo largo de un gradiente de productividad, siguiendo un protocolo estandarizado común (HEYM et al., 2017). Un triplete consiste en dos rodales monoespecíficos (especies A y B) y un rodal con las dos especies mezcladas, bajo similares condiciones climáticas y de suelo (PRETZSCH et al., 2014). Posteriormente, durante el desarrollo del proyecto REFORM “Mixed species forest management. Lowering risk, increasing resilience” se extendió el estudio añadiendo otros dos transectos de tripletes, uno de la mezcla pino silvestre y roble (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl./*Q. robur* L.) y otro de pino silvestre y píceas (*Picea abies* (L.) Karst).

2. Objetivos

El objetivo general de este trabajo es presentar el dispositivo experimental formado por tres transectos de tripletes en tres composiciones específicas a lo largo de Europa y mostrar los principales resultados obtenidos hasta el momento. Para ello, se describen los tres transectos de tripletes europeos y se presentan con mayor detalle los ocho tripletes localizados en España. Se resumen los principales resultados obtenidos de los transectos y se muestran ejemplos de los patrones observados en los tripletes españoles. El análisis realizado a partir de los datos de los transectos de tripletes europeos tiene como objetivo estudiar los siguientes aspectos:

- a. Productividad en masas mixtas en comparación con masas puras
- b. Efecto de la mezcla de especies en la estructura de la masa y la alometría del árbol
- c. Estabilidad temporal de la productividad en masas mixtas y puras
- d. Resistencia y resiliencia en crecimiento a sequías extremas

3. Metodología

3.1 Sitios de estudio y diseño del muestreo

La Figura 1 muestra la localización de los sitios de estudio en Europa, desde el suroeste en España hasta el este en Georgia y norte en Suecia. En cada sitio de estudio se estableció un triplete, con la excepción de algunos sitios en los que se establecieron dos tripletes. Los 90 tripletes se distribuyen en tres transectos cubriendo la principal superficie de tres mezclas de especies. De este modo, 32 tripletes corresponden a la mezcla pino silvestre-haya (*Pinus sylvestris* – *Fagus sylvatica*), 36 a la mezcla pino silvestre-roble (*P. sylvestris* – *Quercus petraea*/*Q. robur*) y 22 a la mezcla pino silvestre-píceas (*P. sylvestris* – *Picea abies*). Los tripletes de cada transecto cubren distintas condiciones ambientales representativas de cada mezcla de especies. El transecto pino-haya cubre localidades con altitudes desde 20 a 1290 metros, temperaturas medias de 6 a 10,5 °C y precipitaciones anuales de 520 a 1175 mm (información más detallada en Heym et al., 2017). El transecto pino silvestre-roble se distribuye en altitudes que varían de 27 a 1635 metros, con temperaturas medias de 6,7 a 11,5 °C y precipitaciones

anuales de 456 a 1250 mm (más información en PRETZSCH et al., 2020). Los sitios del transecto pino silvestre-píceas se encuentran entre 35 y 995 m de altitud, con temperaturas medias de 1,8 a 8,4 °C y precipitaciones de 586 a 1037 mm (más información en ALDEA et al., 2021 y RUIZ-PEINADO et al., 2021). De los 90 tripletes, 8 se han establecido en España, dos corresponden al transecto pino silvestre-haya y seis al transecto pino silvestre-roble. En la Tabla 1 se presenta la localización de estos tripletes con las principales características de los sitios.



Figura 1. Distribución de los tripletes en Europa según los tres transectos: pino silvestre-haya, pino silvestre-roble y pino silvestre- picea. No se visualiza el triplete de pino silvestre-roble situado en Georgia.

Tabla 1. Localización y características del sitio para los ocho tripletes españoles. T, temperatura media; P, precipitación media anual.

Transecto	Localización geográfica		Altitud (m)	T ° C	P (mm)	Pendiente (°)	Orientación (°)
	Longitud N	Latitud E					
Pino silvestre-haya	42 ° 10' 18,09"	02 ° 15' 44,23"	1130	9,8	864,4	30	0
	42 ° 05' 57,00"	-03 ° -10' -19,00"	1290	8,9	726,7	14	0
Pino silvestre-roble	42 ° 53' 31,48"	-04 ° -14' -31,66"	1188	9,2	841,3	15	45
	42 ° 53' 41,91"	-04 ° -14' -32,22"	1188	9,2	841,3	11	45
	43 ° 02' 55,84"	-03 ° -47' -23,23"	780	11,1	890,3	24	270
	43 ° 02' 52,64"	-03 ° -47' -19,26"	785	11,1	890,3	28	225
	41 ° 59' 12,74"	-02 ° -39' -09,52"	1635	7,4	501,6	20	180
	42 ° 15' 46,42"	02 ° 04' 18,61"	1149	10,2	1335,6	35	45

3.2 Toma de datos y cálculos por parcela

En cada parcela se posicionaron todos los pies, identificando la especie. En cada individuo se midieron dos diámetros a la altura normal y de cuatro a ocho radios de copa). También se posicionaron y midieron aquellos árboles localizados fuera de la parcela pero cuyas

copas cubren parcialmente la superficie de la parcela, de modo que se puede obtener la fracción de cabida cubierta de la parcela (Figura 2). La altura total y en la base de la copa se tomó bien en todos los árboles de la parcela o bien en una muestra cubriendo la distribución de tamaños. Con el fin de reconstruir el crecimiento en diámetro en los últimos años, se tomaron muestras del crecimiento radial a 1,3 m de altura (dos cores por árbol) en una muestra de 20 a 30 árboles por especie y parcela cubriendo la distribución de diámetros de la especie y parcela. Las muestras se procesaron y analizaron siguiendo la metodología estándar en estudios de dendrocronología (lijado, lectura, datación cruzada). Además, se contabilizaron y localizaron los tocones y árboles muertos en pie, asignando a cada uno de ellos el intervalo de años en el que se cortaron o murieron, utilizando como criterio la información disponible sobre la gestión en la masa y el estado de pudrición.

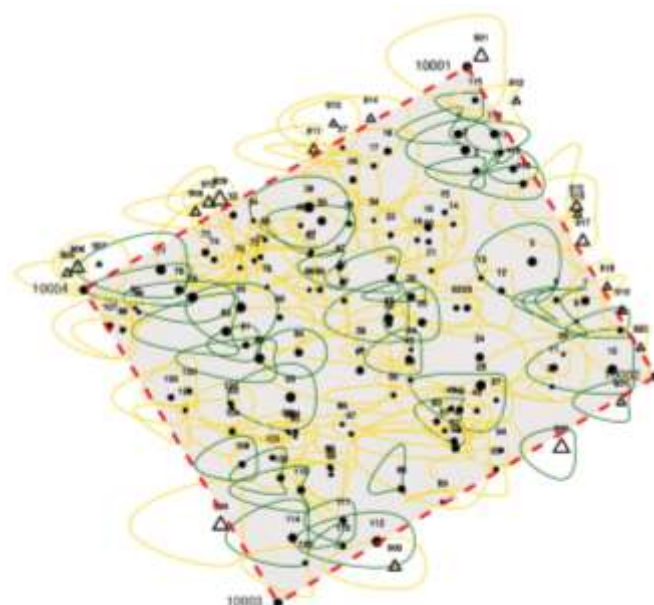


Figura 2. Mapa de proyección de copas de una parcela mixta de pino silvestre y roble albar en el término municipal de Merindad de Valdeporres (Burgos). Distribución de los pies dentro de la parcela, en verde el pino silvestre en amarillo el roble. Los triángulos representan los árboles fuera de la parcela cuyas copas entran parcialmente en la parcela.

A partir de las mediciones de campo se estimaron las principales variables de masa por especie y totales (Tabla 2). Para reconstruir el crecimiento de la masa, se utilizaron las muestras de crecimiento en diámetro, relaciones altura-diámetro, y los datos de tocones y árboles muertos. Para cada especie y parcela se realizó una regresión del crecimiento en diámetro en el periodo de estudio (por ejemplo, 5 años) en función del diámetro del árbol utilizando los datos de los árboles barrenados. Este modelo se aplicó al resto de los árboles para estimar el crecimiento en área basimétrica por especie y parcela, considerando también el área basimétrica de los pies muertos o cortados en el periodo. Para estimar el crecimiento en volumen fue necesario reconstruir el crecimiento en altura de cada árbol, para lo que se usó un sistema de curvas altura-diámetro generalizadas y una ecuación de cubicación por especie aplicada a todos los tripletes. Más información sobre las mediciones y procedimiento de reconstrucción en PRETZSCH et al. (2015) y HEYM et al. (2017). Aunque inicialmente las parcelas se plantearon como parcelas temporales (una única medición), recientemente se ha realizado una segunda medición en algunos de los tripletes del transecto pino silvestre-haya, lo que permitirá una mejor estimación de los crecimientos a nivel masa y unos resultados más precisos. Los valores medios y el rango para las principales variables de masa por composición y transecto se pueden encontrar en las siguientes publicaciones: pino silvestre-haya (PRETZSCH et al., 2015), pino silvestre-roble (PRETZSCH et al., 2020) y pino silvestre-píceas (RUÍZ-PEINADO et al., 2021). En la Tabla 2 se presentan estos valores para los tripletes españoles.

Tabla 2. Principales variables de masa (medias) por especie y composición de la masa (mixta vs. Pura) para los ocho tripletes españoles. Ps, *Pinus sylvestris*, Fs, *Fagus sylvatica*; Qp, *Quercus petraea*. N, densidad, dg, diámetro medio cuadrático; hq, altura media del árbol con dg; AB, área basimétrica; V, volumen; IAB, crecimiento en área basimétrica; IV, crecimiento en volumen; m, proporción de especies.

Especie	n	Edad	N	dg	hq	AB	V	IAB	IV	m %
		(años)	(pies ha ⁻¹)	(cm)	(m)	(m ² ha ⁻¹)	(m ³ ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹ año ⁻¹)	(m ³ ha ⁻¹ año ⁻¹)	
Ps + Fs.	2	44	1678			42,46	317,6	0,77	12,5	
Ps_mixta	2	44	653	23,3	15,7	24,9	193,2	0,40	6,66	0,49
Fs mixta	2	44	1025	16,3	15,0	17,5	124,4	0,37	5,85	0,51
Ps pura	2	44	1362	21,1	12,5	46,7	289,2	0,56	8,76	
Fs pura	2	44	1639	21,5	19,3	42,5	427,1	0,89	17,95	
Ps + Qp	6	50	1210			45,9	360,2	0,84	11,8	
Ps_mixta	6	47	420	28,3	16,1	25,9	207,4	0,44	6,55	0,52
Qp_mixta	6	52	790	18,0	14,3	20,0	152,8	0,39	5,24	0,48
Ps pura	6	46	901	26,4	14,9	51,1	386,6	0,94	12,77	
Qp pura	6	61	1562	18,7	14,8	39,5	301,9	0,63	8,65	

3.3 Productividad en masas mixtas vs puras

Para poder comparar la productividad de las masas mixtas y puras es necesario considerar las proporciones de las especies en la masa mixta. A su vez, para que la comparación sea correcta se deben tener en cuenta los distintos requerimientos de espacio de cada especie cuando se calcula la proporción de especies (DEL RÍO & STERBA, 2009; STERBA et al., 2014). Por ejemplo, en las mezclas analizadas el haya necesita en general más espacio que el pino silvestre. En este trabajo se estimaron los requerimientos de cada especie en cada sitio (triplete) a partir del índice de densidad de Reineke (SDI) observado en la masa pura, asumiendo que la especie está ocupando totalmente la estación, es decir, que representa la máxima densidad para esa especie y sitio (SDI_{max}). A partir de los valores del SDI en las dos parcelas puras de cada triplete (SDI_{max1} , SDI_{max2}), se calcularon los coeficientes de equivalencia para transformar los índices de densidad de una especie en los de la otra, $e_{1 \rightarrow 2}$ y $e_{2 \rightarrow 1}$ (e.g. coeficiente de equivalencia para transformar el índice de densidad de la especie 1 en la de la especie 2, $e_{1 \rightarrow 2} = SDI_{max2} / SDI_{max1}$). Estos coeficientes de equivalencia permiten estimar el índice de densidad de la masa mixta $SDI_{mix} = SDI_{mix1} \times e_{1 \rightarrow 2} + SDI_{mix2}$ y calcular la proporción de especies $m_1 = SDI_{mix1} \times e_{1 \rightarrow 2} / SDI_{mix}$ y $m_2 = SDI_{mix2} / SDI_{mix}$ (explicación más detallada en Pretzsch et al., 2015).

El análisis comparativo entre masas mixtas y puras se basa en la comparación de la productividad observada en la parcela mixta de cada triplete (P_{mix}) con la productividad esperada para esa proporción de especies si cada especie creciese como en las masas puras en ese triplete (P_{esp}). La productividad esperada se calcula por lo tanto como $P_{esp} = P_1 \times m_1 + P_2 \times m_2$, donde P_1 y P_2 son las productividades de las especies 1 y 2 en las parcelas puras y m_1 y m_2 las proporciones de las especies 1 y 2 en la masa mixta. Si la productividad relativa $PR = P_{mix} / P_{esp}$ es mayor que uno quiere decir que el crecimiento de las especies es mayor cuando crecen en mezcla que en masas puras (en inglés *overyielding*). No obstante, P_{mix} podría ser menor que la producción de la masa pura más productiva. La productividad de la masa se estimó a través del crecimiento corriente en área basimétrica y en volumen, aunque dado que la reconstrucción del crecimiento en área basimétrica es más precisa aquí se muestran los resultados de esta última.

Además de la productividad a nivel masa, es interesante analizar la productividad de cada especie creciendo en una masa mixta o en pura bajo condiciones similares de sitio con el fin de determinar si las especies se benefician o no de la mezcla de especies en términos de productividad. Para ello se utilizó la productividad relativa por especies, calculada a partir de los crecimientos en la mezcla escalados a la hectárea mediante la proporción de especies y el crecimiento en las masas puras. De este modo, la productividad relativa de la especie 1 es $PR_1 = P_{mix1} / m_1 / P_1$ donde P_{mix1} es la producción de la especie 1 en la masa mixta ($P_{mix} = P_{mix1} + P_{mix2}$).

3.4 Estructura de la masa y alometría del árbol

A la hora de comparar la estructura de las masas mixtas con las de las masas puras se pueden realizar dos comparaciones que revelan información diferente. Si la pregunta es en qué medida las masas mixtas muestran características estructurales diferentes a las de las masas puras, se pueden comparar directamente los valores de índices de estructuras *observados* en ambas masas, información de relevancia para la práctica forestal. Sin embargo, si se quiere conocer en qué medida la interacción de especies modifica las características de la estructura de la masa, se puede hacer una comparación análoga a la realizada para la productividad. Es decir, si el valor de un índice de estructura observado en la masa mixta es mayor o menor que el esperado de la mezcla de las dos masas puras ponderado por la proporción de especies (*efecto multiplicativo*). Por otra parte, la comparación del valor esperado en la mezcla con las masas puras revela la complejidad estructural que se puede obtener simplemente mezclando dos especies (*efecto aditivo*). Más detalles sobre esta metodología se puede encontrar en PRETZSCH et al. (2016).

En este trabajo se presentan los resultados de los tres transectos para el índice de densidad de Reineke (SDI), cuyo análisis indica si las masas mixtas son más densas y ocupan mejor la estación que las masas puras, y para las características del árbol dominante y medio cuadrático por especies, que reflejan si se modifica el patrón de crecimiento de la especie en masas mixtas y puras. Además se resumen los resultados sobre los efectos aditivos y multiplicativos de la mezcla de especies en la estructura de la masa obtenidos para el transecto pino silvestre-haya (PRETZSCH et al., 2016). Los índices de estructura mostrados son el índice de densidad de Reineke (SDI), la suma de las superficies de proyección de copa (RSPA), el coeficiente de variación del área basimétrica individual (CVg), el rango de diámetros (rango_d), el rango de alturas (rango_h), y el índice de perfil vertical de especies (A) (PRETZSCH, 1998).

3.5 Estabilidad temporal de la productividad

La estabilidad temporal de la productividad se estimó como la inversa del coeficiente de variación ($TS = \mu / \sigma$) (TILMAN, 1999) del crecimiento en área basimétrica de cada parcela para un periodo de tiempo de 14 años. Para ello, a partir de los datos de crecimiento de árbol individual y los del inventario de las parcelas se reconstruyó el crecimiento en área basimétrica anual por especie y parcela como se ha explicado en la sección 3.2. La asincronía entre especies se calculó mediante el coeficiente de correlación entre los crecimientos en área basimétrica anual de las dos especies que componen la mezcla en las parcelas mixtas (DEL RÍO et al., 2017). Cuanto menor la correlación, mayor la asincronía entre especies.

Se analizó si las masas mixtas presentan una mayor estabilidad temporal del crecimiento en área basimétrica que las masas puras, y si la estabilidad de las masas mixtas está relacionada con la asincronía entre especies. También se exploró el efecto de las condiciones climáticas del sitio en la estabilidad temporal.

3.6 Resistencia y resiliencia del crecimiento a sequías extremas

El análisis de la respuesta del crecimiento del árbol a sequías extremas en masas mixtas y puras se ha realizado a partir de los crecimientos anuales obtenidos mediante el barrenado de los árboles (sección 3.2). La serie de crecimientos radiales se transformó en crecimientos en área basimétrica ya que refleja mejor el crecimiento del árbol. Con el fin de eliminar las tendencias a largo plazo o el efecto de posibles tratamientos selvícolas en el pasado sobre el crecimiento del árbol se realizó una estandarización de cada serie de crecimiento.

Los años de sequías extremas en cada triplete se determinaron en base a años característicos con crecimientos bajos y con valores del índice SPEI por debajo de -1. El índice SPEI se calculó a partir de los datos climáticos obtenidos de estaciones meteorológicas cercanas, y cuando no fue posible, de atlas climáticos nacionales o de la base de datos CRU (Climatic Research Unit) (HARRIS et al., 2014). Para esos años, se calcularon a partir de las series de crecimiento los índices de resistencia ($R_t = \text{crecimiento año sequía} / \text{crecimiento previo}$), recuperación ($R_c = \text{crecimiento posterior} / \text{crecimiento año sequía}$) y resiliencia ($R_s = \text{crecimiento posterior} / \text{crecimiento anterior}$) propuestos por LLORET et al. (2011) para cada árbol. Se seleccionó una duración de tres años para el periodo previo y posterior.

Una vez calculados los tres índices para cada especie por parcela, triplete, año de sequía, se analizó primero si la respuesta varía entre especies y entre composición de la masa (mixta vs. Pura). Posteriormente se analizó si el tamaño del árbol y las condiciones de la estación influyen sobre los valores de los índices R_s , R_c y R_t y sobre el efecto de la mezcla de especies mediante el empleo de modelos lineales mixtos (ver más detalles sobre metodología en STECKEL et al. (2020). En este trabajo se presentan los resultados obtenidos en el transecto de pino silvestre-roble (STECKEL et al., 2020; CALAMA et al 2019).

4. Resultados y discusión

4.1 Productividad en masas mixtas vs puras

Los resultados de la comparación del crecimiento en área basimétrica entre masas mixtas y puras basadas en la comparación por triplete y transecto, indican que tanto para el transecto pino silvestre-haya (PRETZSCH et al., 2015) como para el transecto pino silvestre-picea (RUIZ-PEINADO et al., 2021) la productividad relativa (PR) de las masas mixtas es mayor que las de las masas puras, mientras que para pino silvestre-roble las diferencias no fueron significativas (Figura 3) (PRETZSCH et al., 2020). Aunque el valor medio de PR en este último transecto es mayor que uno, la variabilidad entre los 36 tripletes es muy elevada. Este hecho se puede observar incluso en los seis tripletes localizados en España, en los que PR varía de 0,80 a 1,39, con un valor medio de 1,06 (ligeramente inferior a la media del transecto 1,08). Los dos tripletes de pino silvestre-haya en España también muestran valores de PR muy contrastados, 0,83 y 1,26, lo que refleja la gran dependencia de PR de las características del sitio y de la masa (como composición específica, edad, etc.) (TOIGO et al., 2015; JACTEL et al., 2018; AGUIRRE et al., 2019). Sin embargo, en los transectos analizados solo se ha encontrado una ligera relación (p valor $< 0,1$) entre PR y variables del sitio para pino silvestre-roble, con un aumento de PR en los sitios más húmedos con valores del índice de aridez de Martonne mayores (PRETZSCH et al., 2020). Esto sugiere un patrón similar al encontrado por JACTEL et al. (2018), pero contrario a otros estudios que encuentran menor productividad relativa bajo peores condiciones de estación (TOIGO et al., 2015a). Los tripletes localizados en España siguen un patrón similar al del transecto, pero la variación en el índice de Martonne es reducida (Figura 4).

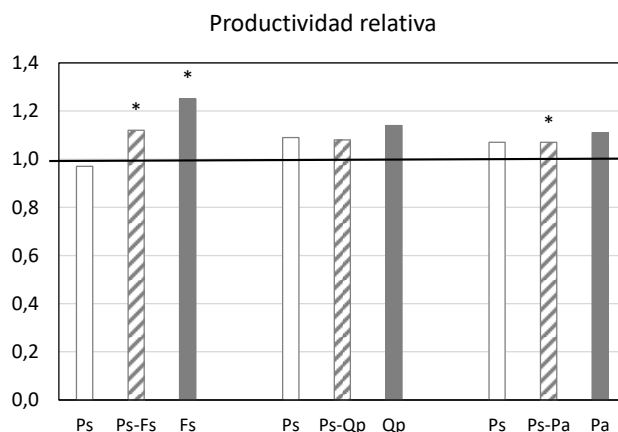


Figura 3. Productividad relativa) por transecto y composición específica según PRETZSCH et al. 2015, 2020 y RUIZ-PEINADO et al. 2021. La productividad relativa refleja la producción (en crecimiento en área basimétrica) en la masa mixta en comparación con la productividad esperada si las especies crecen como en las respectivas masas puras. Ps, *Pinus sylvestris*; Fs, *Fagus sylvatica*; Qp, *Quercus petraea*; Pa, *Picea abies*.

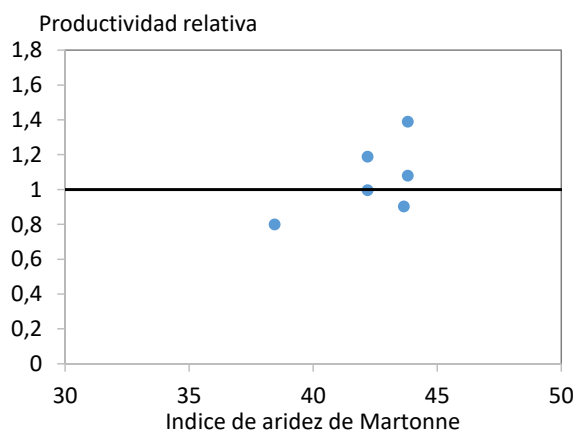


Figura 4. Productividad relativa de los seis tripletes de pino silvestre-roble en España en función del índice de aridez de Martonne.

Con respecto a los resultados de la PR_{sp} por especie en los tres transectos, PR_{sp} fue mayor que uno en todos los casos menos para el pino silvestre en el transecto de pino silvestre-haya, aunque solo fue significativamente mayor que uno para el haya (Figura 3). En cualquier caso, la variación entre tripletes por especies también fue elevada (PRETZSCH et al., 2015, 2020, RUIZ-PEINADO et al., 2021). En los tripletes localizados en España, los dos tripletes de pino silvestre-haya muestran resultados muy contrastados y diferentes a la media del transecto, con mayor variación en la repuestas del pino silvestre que se beneficia mucho de la mezcla en un triplete y se ve perjudicado en el otro (Figura 5). Los seis tripletes de pino silvestre-roble también muestran variación entre ellos en PR_{sp} . Cinco tripletes muestran un valor mayor a uno para el roble, reflejando que esta especie se beneficia de la mezcla con pino silvestre, mientras que el pino silvestre tiende a crecer menos en mezcla, con PR_{sp} menor que uno para tres tripletes. Solo dos tripletes muestran PR_{sp} mayores a uno para las dos especies (Figura 5). Estos resultados confirman la variación con las condiciones ambientales de los efectos de la mezcla en la productividad relativa tanto de la masa total como por especie (TÓIGO et al., 2015a). Los resultados de PR total y por especie varían ligeramente cuando se utiliza como indicador de la productividad el crecimiento en volumen en vez del crecimiento en área basimétrica (ver PRETZSCH et al., 2015, 2020, RUIZ-PEINADO et al., 2021).

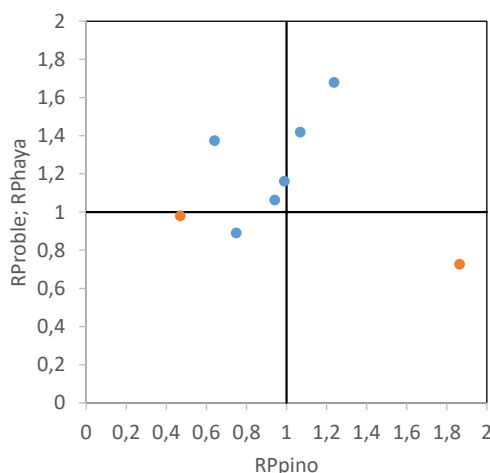


Figura 5. Productividad relativa de roble (azul) o haya (naranja) en función de la productividad relativa de pino en los ocho tripletes localizados en España.

4.2 Estructura de la masa y alometría del árbol

La comparación del SDI observado en la parcela mixta con el esperado según el SDI de las dos parcelas puras por triplete en los tres transectos indica que solo en el caso de pino silvestre-haya el SDI de las parcelas mixtas es mayor al esperado (Tabla 3) (PRETZSCH et al., 2015). Cuando se comparan directamente los índices de estructura de las parcelas mixtas con los respectivos de las masas puras ("Observado" en Tabla 3), se observa que las masas mixtas de pino silvestre-haya presentan una mayor ocupación del dosel de copas (RSPA), mayor rango de tamaños (rango_d, rango_h), y mayor estructura vertical (A) que las correspondientes masas puras (PRETZSCH et al., 2016). La mejor ocupación del espacio disponible en las masas mixtas se puede explicar por la complementariedad entre especies en las características de las copas, que se ve reforzada por la plasticidad de las especies que adaptan su alometría a las distintas situaciones de competencia (PRETZSCH, 2014, 2021; DEL RÍO et al., 2019).

La mayor diversidad estructural encontrada se debe tanto a un efecto aditivo como multiplicativo. El mayor rango de tamaños se debe principalmente a un efecto aditivo, mientras que el efecto en la mayor superficie de proyección de copas y estructuración vertical se debe a un efecto multiplicativo. Estos resultados sugieren que las especies cuando crecen en mezcla cambian su desarrollo resultando en una mayor ocupación del espacio disponible y en masas con mayor diversidad estructural. Este aspecto es de importancia para desarrollar modelos de gestión para esta mezcla, ya que si se reduce la densidad de la masa puede modificar la interacción entre especies (CONDÉS et al., 2013) y disminuir su diversidad estructural.

Tabla 3. Comparación de los índices de estructura entre masas mixtas y puras (Observado), entre los valores esperados en mezcla si creciesen como en puras (Efecto aditivo) y entre los valores observados en masas mixtas y el esperado (Efecto multiplicativo) según PRETZSCH et al. (2016). En negrita valores significativamente diferentes de 1. SDI, índice de densidad de Reineke; RSPC, suma de las superficies de proyección de copa; CVg, coeficiente de variación del área basimétrica individual; Rango_d, rango de diámetros; Rango_h, rango de alturas; A, índice de perfil vertical de especies (A).

	Observado		Efecto aditivo		Efecto multiplicativo
	Mix/Pino_p	Mix/Haya_p	Mix_esp/Pino_p	Mix_esp/Haya_p	Mix/Mix_esp
SDI	1,06	1,18	0,94	1,07	1,11
RSPC	2,02	1,82	1,06	0,95	1,91
CV_g	1,06	0,90	1,10	0,93	0,97
Rango_d	1,53	1,20	1,45	1,11	1,09

Rango_h	1,68	1,42	1,60	1,36	1,04
A	1,74	1,04	1,70	1,09	1,96

Los resultados de la comparación del diámetro y altura (medio cuadrático y dominante) de cada especie en las masas mixtas y puras, reflejan que en las tres mezclas estudiadas el pino silvestre tiende a tener mayores dimensiones (altura y diámetro) en la mezcla que en la masa pura, mientras que la especie acompañante tiende a presentar menores tamaños, aunque en este caso las diferencias solo son significativas para haya (Tabla 4). Los valores observados en los tripletes españoles siguen en general el mismo patrón. Por ejemplo, el valor medio para la ratio del diámetro medio cuadrático y de la ratio de la altura correspondiente para pino silvestre son 1,08 y 1,07, y para roble 0,95 y 0,95 respectivamente.

Tabla 4. Valor medio de la ratio entre el valor observado en la masa mixta con respecto al de la masa pura para el diámetro medio cuadrático d_q , diámetro dominante d_o , altura del árbol de diámetro medio cuadrático h_q y altura dominante H_o para cada especie en los tres transectos. Valores en **negrita** indican que la ratio entre mixta y pura es significativamente distinta de uno (según PRETZSCH et al., 2015, 2020 y RUIZ-PEINADO et al., 2021)

	Mixta/Pura					
Variable	Pino	Haya	Pino	Roble	Pino	Píce
d_q (cm)	1,20	0,92	1,10	0,96	1,11	0,93
d_o (cm)	1,15	0,96	1,07	0,99	1,07	0,98
h_q (m)	1,06	0,92	1,03	0,95	1,03	0,96
H_o (m)	1,05	0,94	1,02	0,96	1,02	0,98

La mezcla de especies genera también otros cambios a nivel de árbol individual en otras características del árbol, como la proyección de copa, la esbeltez, etc. PRETZSCH et al. (2020) encontraron que en las mezclas de pino silvestre-roble la superficie de proyección de copa para un diámetro dado fue mayor en las masas mixtas que en puras, especialmente en caso del roble. En la Figura 6 se presenta la relación entre la superficie de proyección de copa y el diámetro para las dos especies para un triplete de pino silvestre-roble situado en el norte de Burgos. Se observa cómo las copas de las dos especies difieren cuando se comparan las parcelas puras, pero que esta diferencia es mucho mayor en la mezcla, donde el roble presente una mayor proyección de copa para un diámetro dado que en la masa pura.

Los resultados obtenidos en los transectos confirman la relevancia de la interacción de especies en la alometría del árbol, como se ha encontrado en otros estudios (PRETZSCH, 2014; DEL RÍO et al., 2019; CONDÉS et al., 2020).

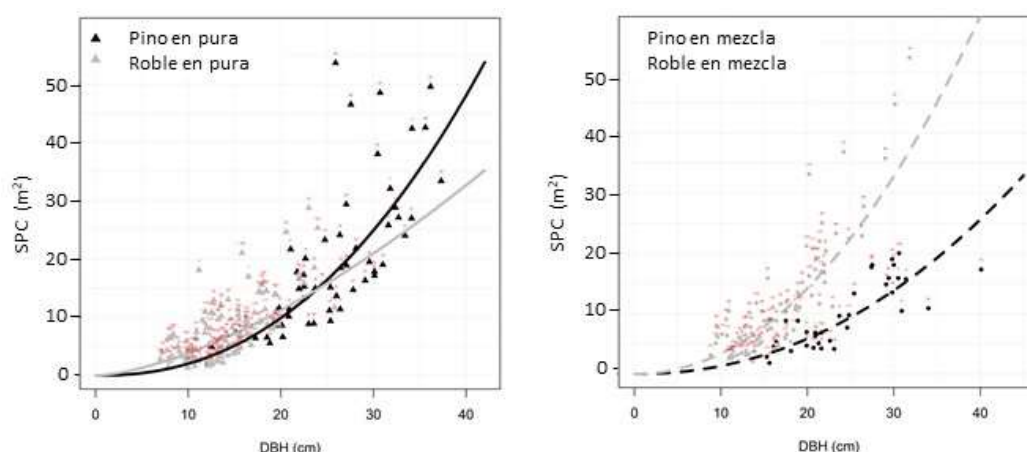


Figura 6. Relación entre la superficie de proyección de copa (SPC) y el diámetro normal (DBH) por especie en las parcelas puras y mixta de un triplete de pino silvestre-roble situado en el norte de la provincia de Burgos.

4.3 Estabilidad temporal de la productividad

La comparación de la estabilidad temporal del crecimiento en área basimétrica en masas mixtas y puras en los tres transectos muestra que la mezcla de especies tiende a aumentar la estabilidad temporal (Figura 7). En el transecto pino silvestre-haya la mezcla de especies aumentaron significativamente la estabilidad temporal con respecto a las dos referencias puras (DEL RÍO et al., 2017). En el caso de pino silvestre-roble el aumento se produce solo si se compara con las masas puras de pino silvestre, y en el caso de pino silvestre-pícea solo si se compara con las masas puras de pícea. No obstante, la variación entre tripletes es elevada. Por ejemplo, la estabilidad temporal en las parcelas mixtas de tripletes localizados en España varía de 4,7 a 9,8 para la mezcla pino silvestre-haya y de 4,0 a 11,8 para la mezcla pino silvestre-roble. Estos resultados confirman el efecto positivo de la diversidad de especies en la estabilidad temporal de la productividad en sistemas forestales, como se ha observado en otros estudios (JUCKER et al., 2014; JING et al., 2022).

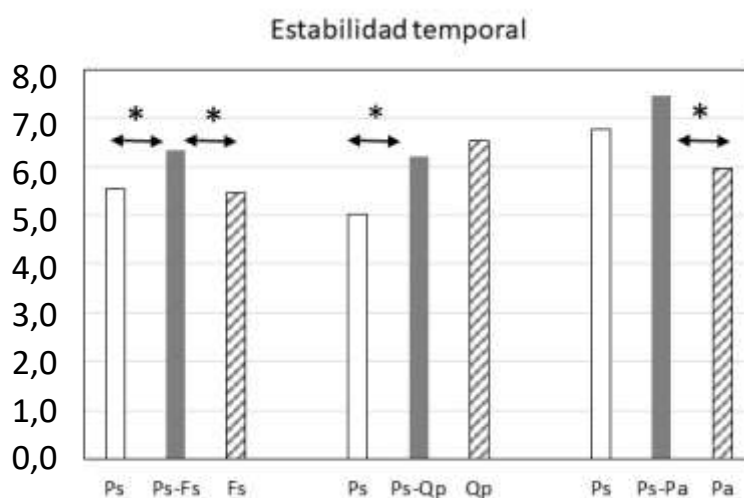


Figura 7. Estabilidad temporal del crecimiento en área basimétrica según composición de la masa para los tres transectos según del Río et al. (2017) y del Río et al. (en preparación). Los asteriscos indican diferencias significativas.

Considerando los datos de todos los transectos, se obtuvo que la asincronía entre especies explica parte de la estabilidad temporal en las masas mixtas ($R^2=0,21$, $P<0,0001$), con efecto positivo sobre la misma. Varios estudios han identificado la asincronía entre especies como el principal mecanismo que explica el efecto de la diversidad de especies en la estabilidad temporal de la productividad en sistemas forestales (DEL RÍO et al., 2017; YUAN et al., 2019; SCHNABEL et al., 2019). El análisis del efecto de las condiciones climáticas en la estabilidad temporal reveló un efecto negativo de la temperatura media (P valor 0,0013) general para todas las composiciones específicas. El efecto de la precipitación anual varía con la composición, con un efecto negativo sobre las masas puras de pino silvestre y la mezcla de pino silvestre-pícea y un efecto positivo sobre las masas puras de haya (en preparación).

4.4. Resistencia y resiliencia a sequías extremas

El efecto de la mezcla de especies en la respuesta del crecimiento del árbol a sequías extremas se ha realizado en los transectos pino silvestre-roble (STECKEL et al., 2020) y pino silvestre-pícea (Aldea et al. en preparación). Aquí se resumen solamente los resultados para pino silvestre-roble. Un primer análisis utilizando todos los datos de los índices Rt, Rc y Rs de las masas puras de este transecto reveló diferencias significativas entre las dos especies en los tres índices, mostrando el roble más resistencia y resiliencia y menor recuperación que el pino silvestre. En la Tabla 4 se presentan los resultados obtenidos para un triplete de pino silvestre-

roble situado en el Sistema Ibérico norte, en la provincia de Soria, donde el patrón de las especies creciendo en masas puras es similar al de la media del transecto. Estos resultados contradicen lo que cabría esperar, ya que normalmente se considera que la tolerancia a la sequía es mayor en pino silvestre (NIINEMETS & VALLADARES, 2006).

Cuando se comparó la respuesta de cada especie en masas mixtas y puras, se encontró que el pino silvestre mostró una mayor resistencia en mezcla, pero también menor recuperación. En el caso del roble, tanto la resistencia como la resiliencia fueron mayores en la mezcla. En la Tabla 5 se observa el efecto positivo de la mezcla de especies en la resistencia a la sequía de las dos especies y en la recuperación del pino silvestre para el triplete localizado en Soria. Estos resultados encontrados en el transecto pino silvestre-roble concuerdan con varios estudios que encuentran un efecto positivo de la diversidad de especies en la respuesta a sequías (PRETZSCH et al., 2013; GAZOL et al., 2016), pero no coinciden con los encontrados para esta mezcla de especies en otras localidades (MERLIN et al., 2015; TOÍGO et al., 2015b).

Con respecto al efecto de las condiciones del sitio y del tamaño del árbol, los resultados muestran patrones diferentes entre especies. Para pino silvestre, el tamaño del árbol tuvo un efecto positivo en la resistencia, pero negativo en la recuperación. Para roble, la resistencia fue mayor en los sitios con mayor disponibilidad de agua. En ambos casos la interacción entre las condiciones del sitio y el efecto de la mezcla fue significativa, reflejando la variedad de la respuesta a lo largo del gradiente ambiental, que explica los resultados contradictorios arriba mencionados. No obstante, los datos mostrados en la Tabla 4 reflejan que los índices varían considerablemente entre años, indicando el posible efecto de las características de la sequía en la respuesta de las especies (HUANG et al., 2018).

Tabla 5. Valores medios de los índices de resistencia (Rt), recuperación (Rc) y resiliencia (Rs) para pino silvestre (Ps) y roble (Qp) en el triplete de estas dos especies localizado en el Sistema Ibérico norte en la provincia de Soria. Se presentan los valores de los índices para los años 1995, 1997, 2005 y 2009, identificados como años secos en esa localidad. En negrita los casos en los que las diferencias entre el valor en la masa mixta y la pura son significativas.

	Rt		Rc		Rs	
	Mixta	Pura	Mixta	Pura	Mixta	Pura
Ps						
1995	0,95	0,84	1,18	0,99	1,25	1,20
1997	0,95	0,76	1,02	0,86	1,15	1,14
2005	0,76	0,71	0,87	0,84	1,15	1,20
2009	0,86	0,81	0,82	0,89	0,95	1,09
TOTAL	0,88	0,78	0,97	0,90	1,12	1,16
Qp						
1995	1,04	0,81	1,19	0,98	1,16	1,23
1997	0,82	0,74	1,20	1,24	1,52	1,75
2005	0,89	0,92	1,00	0,94	1,13	1,03
2009	0,83	0,89	0,84	0,88	1,01	0,99
TOTAL	0,89	0,84	1,05	1,01	1,20	1,25

4.5 Otros resultados

Los resultados resumidos en las secciones anteriores indican que la mezcla de dos especies puede aumentar la productividad de las masas forestales (PRETZSCH et al. 2015, 2020 y RUIZ-PEINADO et al. 2021) y sugieren que la mejor ocupación del espacio disponible debido a la complementariedad entre especies es una de las causas de esta mayor productividad (PRETZSCH et al., 2016; RUIZ-PEINADO et al., 2021). Otros estudios realizados a partir de datos de los transectos ofrecen información valiosa que ayudan a interpretarlos.

FORRESTER et al. (2018) exploraron en el transecto pino silvestre-haya la absorción de luz y sus relaciones con distintas variables de árbol y masa mediante un modelo de luz. Encontraron que a nivel de masa las masas mixtas absorben un 14% más luz que las masas puras y que a nivel especie y árbol la absorción de luz se relacionaba con los cambios en densidad y alometría del árbol en masa mixtas con respecto a las puras. Sin embargo, la mayor absorción de luz solo se correlacionaba con la mayor productividad en el caso del pino silvestre.

BARBEITO et al. (2017) analizaron la estructura de las copas de haya en las parcelas mixtas y puras de cuatro tripletes (incluyendo uno de España) utilizando imágenes obtenidas por un escáner terrestre (TLS). Los resultados indican que en las masas mixtas las copas son más grandes y tienen una proporción mayor de su volumen en la parte baja del dosel, sugiriendo que en masas mixtas existe cierta estratificación del dosel de copas entre especies, en concordancia con los resultados de la sección 4.2.

ALDEA et al. (2021) analizaron el crecimiento en diámetro del árbol y su dependencia de la composición específica y condiciones meteorológicas utilizando el transecto pino silvestre-picea. En este trabajo se identificó que la estratificación entre las especies está relacionada con el mayor crecimiento de pino silvestre en las masas mixtas que en las puras, ya que esta especie ocupa el piso superior del dosel de copas. También se encontró que las especies dependen de distintas variables climáticas y que la competencia interespecífica se ve incrementada con inviernos fríos para el pino silvestre, mientras que decrece tras un año seco en el caso de la picea. La distinta respuesta de las especies a la competencia y condiciones meteorológicas podrían explicar la mayor estabilidad temporal de la producción observada (sección 4.3).

En otros estudios se han calibrado modelos de crecimiento con los datos de los transectos con el fin de entender mejor la interacción entre especies y estudiar el efecto de tratamientos selvícolas. FORRESTER et al. (2017) calibraron el modelo 3PG para masas mixtas y puras de pino silvestre y haya y lo utilizaron para estudiar los efectos de la mezcla de especies y cómo estos varían en función de las condiciones de sitio. ENGEL et al. (2021) calibraron cuatro modelos de distintas características a partir de 23 tripletes de pino silvestre-roble y exploraron los efectos de la mezcla de especies y la respuesta de las masas mixtas y puras a tratamientos de claras por lo alto. DIRNBERGER et al. (2017) emplearon los datos de 25 tripletes para comparar diferentes medidas de proporción de especies.

Finalmente, los transectos de tripletes también se han utilizado para estudiar otros aspectos del funcionamiento de los sistemas forestales. OSEI et al (2021) utilizaron datos de algunos tripletes de pino silvestre-haya y pino silvestre-roble junto con tripletes de haya-roble para estudiar el efecto de la mezcla de especies y de la identidad de especies en el carbono orgánico de suelo, encontrando que el efecto de la identidad de especies es mayor en las capas superficiales y el efecto de la mezcla de especies en capas más profundas. DE STREEL et al. (2021) estudiaron el efecto de la mezcla de especies en el contenido de nutrientes foliar. Los resultados indicaron poco efecto de la mezcla de especies, que era algo mayor en los sitios más fértiles.

5. Conclusiones

Los transectos europeos de tripletes suponen un dispositivo experimental con gran potencial para estudiar el efecto de la mezcla de especies en el funcionamiento y dinámica de los sistemas forestales, ya que permite comparar el comportamiento de una especie en masas mixtas y puras a lo largo de un gradiente de condiciones ambientales. La experiencia colaborativa de los transectos europeos de tripletes ha permitido la realización de una gran cantidad de

estudios que han mejorado notablemente el conocimiento sobre distintos aspectos de la dinámica de las masas mixtas.

Los resultados obtenidos a partir de los transectos indican que la mezcla de dos especies aumenta el nivel y la estabilidad temporal de la producción, la diversidad estructural y la resistencia a sequías extremas. La mayor productividad de la mezcla está asociada a una mejor ocupación del dosel de copas, que es mayor en mezclas de especies con características de las copas contrastadas.

6. Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado en el marco de los proyectos PCIN2017-26, PCIN2017-26, PCIN-2017-027, H2020 Marie Skłodowska Curie Actions-RISE (grant 778322-CARE4C) y VA183P20 (SMART - Bosques mixtos: Selvicultura, Mitigación, Adaptación, Resiliencia y Trade-offs) funded by Junta de Castilla y León (Spain) and the European Union through the ERDF "Europe drives our growth". Los autores agradecen a todas las personas que han contribuido a los distintos estudios y al establecimiento de tripletes.

7. Bibliografía

AGUIRRE, A.; DEL RÍO, M.; CONDÉS, S.; 2019. Productivity estimations for monospecific and mixed pine forests along the Iberian Peninsula aridity gradient. *Forests* 10: 430.

ALDEA, J.; RUIZ-PEINADO, R.; DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; HEYM, M.; BRAZAITIS, G.; JANSONS, A.; METSLAID, M.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; GRANHUS, A.; HOLM, S.O.; NOTHDURFT, A.; SITKO, R.; LÖF, M.; 2021. Species stratification and weather conditions drive tree growth in Scots pine and Norway spruce mixed stands along Europe. *For Ecol Manage* 481: 118697.

BARBEITO, I.; DASSOT, M.; BAYER, D.; COLLET, C.; DRÖSSLER, L.; LÖF, M.; DEL RÍO, M.; RUIZ-PEINADO, R.; FORRESTER, D.I.; BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; 2017. Terrestrial laser scanning reveals differences in crown structure of *Fagus sylvatica* in mixed vs pure European forests. *For Ecol Manage* 405: 381-390.

BAUHUS, J.; FORRESTER, D.I.; GARDINER, B.; JACTEL, H.; VALLEJO, R.; PRETZSCH, H.; 2017a. Ecological Stability of Mixed-Species Forests. En: PRETZSCH, H.; FORRESTER, D.I.; BAUHUS, J. (eds.): *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. Pag. 337-382. Springer Berlin Heidelberg. Berlin, Heidelberg.

BAUHUS, J.; FORRESTER, D.I.; PRETZSCH, H.; 2017b. From Observations to Evidence About Effects of Mixed-Species Stands. En: PRETZSCH, H., FORRESTER, D.I., BAUHUS, J. (eds.): *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. Pag. 27-71. Springer Berlin Heidelberg. Berlin, Heidelberg.

BROCKERHOFF, E.G.; BARBARO, L.; CASTAGNEYROL, B.; FORRESTER, D.I.; GARDINER, B.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J.R.; LYVER, P.O.; MEURISSE, N.; OXBROUGH, A.; TAKI, H.; THOMPSON, I.D.; VAN DER PLAS, F.; JACTEL, H.; 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation* 26: 3005-3035.

CALAMA, R.; MADRIGAL, G.; DEL RÍO, M.; RUIZ-PEINADO, R.; ALCALDE, C.; CID, N.; PARDOS, M.; 2019. Crecimiento y resiliencia frente a la sequía: comparando masa mixta vs pura de *Pinus sylvestris* y *Quercus petraea*. IV Reunión del G.T. de Ecología, Ecofisiología y Suelos Forestales SECF. Alcalá de Henares, 8-9 mayo 2019.

CALAMA, R.; DE-DIOS.GARCÍA, J.; DEL RÍO, M.; MADRIGAL, G.; GORDO, F.J.; PARDOS, M.; 2021. Mixture mitigates the effect of climate change on the provision of relevant ecosystem services in managed *Pinus pinea* L. forests. *For Ecol Manage* 481: 118782.

CONDÉS, S.; DEL RIO, M.; STERBA, H.; 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For Ecol Manage* 292: 86–95.

CONDÉS, S.; AGUIRRE, A.; DEL RÍO, M.; 2020. Crown plasticity of five pine species in response to competition along an aridity gradient. *For Ecol Manage* 473: 118302

DEL RÍO, M.; STERBA, H.; 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Ann For Sci* 66: 502.

DEL RÍO, M.; BRAVO-OVIEDO, A.; RUIZ-PEINADO, R.; CONDÉS, S.; 2019. Tree allometry variation in response to intra-and inter-specific competitions. *Trees* 33: 121-138.

DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; RUÍZ-PEINADO, R.; AMPOORTER, E.; ANNIGHÖFER, P.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, D.I.; HEYM, M.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MADRICKIENE, E.; MATOVIĆ, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SCHÜTZE, G.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; STOJANOVIĆ, D.; SVOBODA, M.; ZLATANOV, T.M.; BRAVO-OVIEDO, A.; 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *J Ecol* 105: 1032-1043.

DEL RÍO, M.; LÖF, M.; BRAVO-OVIEDO, A.; JACTEL, H.; 2021. Understanding the complexity of mixed forest functioning and management: Advances and perspectives. *For Ecol Manag* 489: 119138

DE STREEL, G.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAVO-OVIEDO, A.; BRAZAITIS, G.; BURACZYK, W.; COLLET, C.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PRETZSCH, H.; SKRZYSZEWSKI, J.; DRAMEK, V.; STANKEVICIUTE, J.; STRELCOVA, K.; SVOBODA, M.; VERHEYEN, K.; ZLATANOV, T.; PONETTE, Q.; 2021. Mixing has limited impacts on the foliar nutrition of European beech and Scots pine trees across Europe. *For Ecol Manage* 479: 118551.

DIRNBERGER, G.; STERBA, H.; CONDÉS, S.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.; AVDAGIC, A.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; HEYM, M.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; MOTTA, R.; PACH, M.; PONETTE, Q.; RUIZ-PEINADO, R.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; DE STREEL, G.; SVOBODA, M.; ZLATANOV, T.; PRETZSCH, H.; 2017. Species proportions by area in mixtures of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Eur J Forest Res* 136, 171–183.

FELTON, A.; NILSSON, U.; SONESSON, J.; FELTON, A. M.; ROBERGE, J.-M.; RANIUS, T.; AHLSTRÖM, M.; BERGH, J.; BJÖRKMAN, C.; BOBERG, J.; DRÖSSLER, L.; FAHLVIK, N.; GONG, P.; HOLMSTRÖM, E.; KESKITALO, E.C.H.; KLAPWIJK, M.; LAUDON, H.; LUNDMARK, T.; NIKLASSON, M.; NORDIN, A.; PETTERSSON, M.; STENLID, J.; STÉNS, A.; WALLERTZ, K.; 2016. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *Ambio* 45: 124-139.

FORRESTER, D. I.; 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For Ecol Manag* 312: 282-292. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.003

FORRESTER, D.I.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.J.; AVDAGIC, A.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DEL RIO, M.; DRÖSSLER, L.; HEYM, M.; HURT, V.; LÖF, M.; MATOVIC, B.; MELONI, F.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PEREIRA, M.G.; PONETTE, Q.; PRETZSCH, H.; SKRZYSZEWSKI, J.; STOJANOVIC, D.; SVOBODA, M.; RUIZ-PEINADO, R.; VACCHIANO, G.; VERHEYEN, K.; ZLATANOV, T.; BRAVO-OVIEDO, A.; 2017. Predicting the spatial and temporal dynamics of species interactions in *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests across Europe. *For Ecol Manage* 405: 112-133.

FORRESTER, D.I.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.J.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAVO-OVIEDO, A.; COLL, L.; DEL RIO, M.; DRÖSSLER, L.; HEYM, M.; HURT, V.; LÖF, M.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PEREIRA, M.G.; PLAGA, B.N.E.; PONETTE, Q.; SKRZYSZEWSKI, J.; STERBA, H.; SVOBODA, M.; ZLATANOV, T.; PRETZSCH, H.; et al., 2018. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *J Ecol* 106 (2): 746-760.

GAMFELDT, L.; SNALL, T.; BAGCHI, R.; JONSSON, M.; GUSTAFSSON, L.; KJELLANDER, P.; RUIZ-JAEN, M.C.; FRÖBERG, M.; STENDAHL, J.; PHILIPSON, C.D.; MIKUNSINSKI, G.; ANDERSSON, E.; WESTERLUND, B.; ANDRÉN, H.; MOBERG, F.; MOEN, J.; BENGTTSSON, J.; (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Comm* 4: 1340.

GARCÍA-PALACIOS, P.; GROSS, N.; GAITÁN, J.; MAESTRE, F.T.; 2018. Climate mediates the biodiversity-ecosystem stability relationship globally. *Proc Natl Acad Sci* 115: 8400-8405.

GAZOL, A.; CAMARERO, J.J.; 2016. Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *J Ecol* 104, 1063–1075.

GROSSIORD, C.; 2020. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytol* 228: 42-49.

HARRIS, I.; JONES, P.D.; OSBORN, T.J.; LISTER, D.H.; 2014. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – the CRU TS3.10 Dataset. *Int J Climatol* 34: 623–642.

HEYM, M.; RUIZ-PEINADO, R.; DEL RÍO, M.; BIELAK, K.; FORRESTER, D.; DIRNBERGER, G.; BARBEITO, I.; BRAZAITIS, G.; RUSKYTKE, I.; COLL, L.; FABRIKA, M.; DRÖSSLER, L.; LÖF, M.;

STERBA, H.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LOMBARDI, F.; STOJANOVIĆ, D.; DEN OUDEN, J.; MOTTA, R.; PACH, M.; SKRZYSZEWSKI, J.; PONETTE, Q.; DE STREEL, G.; SRAMEK, V.; CIHÁK, T.; ZLATANOV, T.M.; AVDAGIC, A.; AMMER, C.; VERHEYEN, K.; WLODZIMIERZ, B.; BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH, H.; 2017. EuMIXFOR empirical forest mensuration and ring width data from pure and mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) through Europe. *Ann For Sci* 74: 63.

HUANG, M.; WANG, X.; KEENAN, T. F.; PIAO, S.; 2018. Drought timing influences the legacy of tree growth recovery. *Glob Change Biol* 24: 3546-3559.

KELTY, M.J.; 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. En: KELTY, M.J.; LARSON, B.C.; OLIVER, C.D. (eds.): The ecology and silviculture of mixed-species forests, 125-141. Dordrecht: Springer.

KOLSTRÖM, M.; LINDNER, M.; VILÉN, T.; MAROSCHEK, M.; SEIDL, R.; LEXER, M.; NETHERER, S.; KREMER, A.; DELZON, S.; BARABATI, A.; MARCHETTI, M.; CORONA, P.; 2011. Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. *Forests* 2: 961-982.

JACTEL, H.; GRITTI, E. S.; DRÖSSLER, L.; FORRESTER, D. I.; MASON, W. L.; MORIN, X.; PRETZSCH, H.; CASTAGNEYROL, B.; 2018. Positive biodiversity-productivity relationships in forests: climate matters. *Biol Lett* 14: 20170747.

JING, X.; MUYS, B.; BAETEN, L.; BRUELHEIDE, H.; DE WANDELER, H.; DESIE, E.; HÄTTENSCHWILER, S.; JACTEL, H.; JAROSZEWICZ, B.; JUCKER, T.; KARDOL, P.; POLLASTRINI, M.; RATCLIFFE, S.; SCHERER-LORENZEN, M.; SELVI, F.; VANCAMPENHOUT, K.; VAN DEL PLAS, F.; VERHEYEN, K.; VESTERDAL, L.; ZUO, J.; VAN MEERBEEK, K.; 2022. Climatic conditions, not above- and belowground resource availability and uptake capacity, mediate tree diversity effects on productivity and stability. *Sci Tot Envir* 812: 152560.

JUCKER, T.; BOURIAUD, O.; AVACARITEI, D.; COOMES, D.A.; 2014. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecol Lett* 17: 1560-1569.

LIANG, J.; CROWTHER, T.W.; PICARD, N.; LIANG, J.; CROWTHER, T.W.; PICARD, N.; WISER, S.; ZHOU, M.; ALBERTI, G.; SCHULZE, E.D.; MCGUIRE, A.D.; BOZZATO, F.; PRETZSCH, H.; DE-MIGUEL, S.; PAQUETTE, A.; HÉRAULT, B.; SCHERER-LORENZEN, MICHAEL; BARRETT, C.B.; GLICK, H.B.; HENGVELD, G.M.; NABUURS, G.J.; PFAUTSCH, S.; VIANA, H.; VIBRANS, A.C.; AMMER, C.; SCHALL, P.; VERBYLA, D.; TCHEBAKOVA, N.; FISCHER, MARKUS; WATSON, J.V.; CHEN, H.Y.H.; LEI, X.; SCHELHAAS, M.J.; LU, H.; GIANELLE, D.; PARFENOVA, E.I.; SALAS, C.; LEE, E.; LEE, B.; KIM, H.S.; BRUELHEIDE, H.; COOMES, DAVID A.; PIOTTO, D.; SUNDERLAND, T.; SCHMID, B.; GOURLET-FLEURY, S.; SONKÉ, B.; TAVANI, R.; ZHU, J.; BRANDL, S.; VAYREDA, J.; KITAHARA, F.; SEARLE, E.B.; NELDNER, V.J.; NGUGI, M.R.; BARALOTO, C.; FRIZZERA, L.; BAŁAZY, R.; OLEKSYN, J.; ZAWIŁA-NIEDŹWIECKI, T.; BOURIAUD, O.; BUSSOTTI, F.; FINÉR, L.; JAROSZEWICZ, B.; JUCKER, T.; VALLADARES, F.; JAGODZINSKI, A.M.; PERI, P.L.; GONMADJE, C.; MARTHY, W.; O'BRIEN, T.; MARTIN, E.H.; MARSHALL, A.R.; ROVERO, F.; BITARIHO, R.; NIKLAUS, P.A.; ALVAREZ-LOAYZA, P.;

CHAMUYA, N.; VALENCIA, R.; MORTIER, F.; WORTEL, V.; ENGONE-OBIANG, N.L.; FERREIRA, L.V.; ODEKE, D.E.; VASQUEZ, R.M.; LEWIS, S.Ñ.; REICH, P.B.; 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354: aaf8957.

LIU, X.; TROGISCH, S.; HE, J.-S.; NIKLAUS, P.A.; BRUELHEIDE, H.; TANG, Z.; ERFMEIER, A.; SCHERE-LORENZEN, M.; PIETSCH, K.A.; YANG, B.; KÜHN, P.; SCHOLTEN, T.; HUEANG, Y.; WANG, C.; STAAB, M.; LEPPERT, K.N.; WIRTH, C.; SCHMID, B.; MA, K.; 2018. Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. *Proc R Soc B*: 285: 20181240.

LLORET, F.; KEELING, E.G.; SALA, A.; 2011. Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120: 1909–1920.

MERLIN, M.; PEROT, T.; PERRET, S.; KORBOULEWSKY, N.; VALLET, P.; 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *For Ecol Manage* 339: 22–33.

NIINEMETS, Ü.; VALLADARES, F.; 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* 76: 521–547.

OSEI, R.; TITEUX, H.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; COLLET, C.; COOLS, C.; CORNELIS, J.-T.; HEYM, M.; KORBOULEWSKY, N.; LÖF, M.; MUYS, B.; NAJIB, Y.; NOTHDURFT, A.; PACH, M.; PRETZSCH, H.; DEL RIO, M.; RUIZ-PEINADO, R.; PONETTE, Q.; 2021. Tree species identity drives soil organic carbon storage more than species mixing in major two-species mixtures (pine, oak, beech) in Europe. *For Ecol Manage* 481 : 118752.

PAQUETTE, A. ; MESSIER, C. ; 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob Ecol Biogeogr* 20: 170-180.

PARDOS, M.; DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; JACTEL, H.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; BRAZAITIS, G.; DEFOSSEZ, E.; ENGEL, M.; GODVOD, K.; JACOBS, K.; JANSONE, L.; JANSONS, A.; MORIN, X.; NOTHDURFT, A.; ORETI, L.; PONETTE, Q.; PACH, M.; RIOFRÍO, J.; RUIZ-PEINADO, R.; TOMAO, A.; UHL, E.; CALAMA, R.; 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *For Ecol Manage* 481: 118687.

PRETZSCH, H.; 1998. Structural diversity as a result of silvicultural operations. *Lesnictví-Forestry* 44 (10): 429-439.

PRETZSCH, H.; 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *For Ecol Manage* 327, 251-264.

PRETZSCH, H.; 2021. Mixing degree, stand density, and water supply can increase the overyielding of mixed versus monospecific stands in Central Europe. *For Ecol Manage* 503: 119741.

PRETZSCH, H.; SCHÜTZ, G. J.; 2014. Size-structure dynamics of mixed versus pure forest stands. *For Syst* 23: 560-572.

PRETZSCH, H.; SCHÜTZE, G.; UHL, E.; 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol* (Stuttg) 15, 483–495.

PRETZSCH, H.; RÖTZER, T.; MATYSSEK, R.; GRAMS, T.E.E.; HÄBERLE, K.H.; PRITSCH, K.; KERNER, R.; MUNCH, J.C.; 2014. Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) stands under drought: from reaction pattern to mechanism. *Trees* 28:1305-1321.

PRETZSCH, H.; DEL RÍO, M.; AMMER, C.; AVDAGIC, A.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DIRNBERGER, G.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, D.I.; GODVOD, K.; HEYM, M.; HURT, V.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MATOVIC, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SCHÜTZE, G.; SCHWEIG, J.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; STOJANOVIC, D.; SVOBODA, M.; VANHELLEMONT, M.; VERHEYEN, K.; WELLHAUSEN, K.; ZLATANOV, T.; BRAVO-OVIEDO, A.; 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur J For Res* 134: 927–947.

PRETZSCH, H.; DEL RÍO, M.; SCHÜTZE, G.; AMMER, C.; ANNIGHÖFER, P.; AVDAGIC, A.; BARBEITO, I.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; COLL, L.; DRÖSSLER, L.; FABRIKA, M.; FORRESTER, D.I.; KURYLYAK, V.; LÖF, M.; LOMBARDI, F.; MATOVIC, B.; MOHREN, F.; MOTTA, R.; DEN OUDEN, J.; PACH, M.; PONETTE, Q.; SKRZYSZEWSKI, J.; SRAMEK, V.; STERBA, H.; SVOBODA, M.; VERHEYEN, K.; ZLATANOV, T.; BRAVO-OVIEDO, A.; 2016. Mixing of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) enhances structural heterogeneity, and the effect increases with water availability. *For Ecol Manage* 373: 149-166.

PRETZSCH, H.; STECKEL, M.; HEYM, M.; BIBER, P.; AMMER, C.; EHBRECHT, M.; BIELAK, K.; BRAVO, F.; ORDÓÑEZ, C.; COLLET, C.; VAST, F.; DRÖSSLER, L.; BRAZAITIS, G.; GODVOD, K.; JANSONS, A.; DE-DIOS-GARCÍA, J.; LÖF, M.; ALDEA, J.; KORBOULEWSKY, N.; REVENTLOW, D.O.J.; NOTHDURFT, A.; ENGEL, M.; PACH, M.; SKRZYSZEWSKI, J.; PARDOS, M.; PONETTE, Q.; SITKO, R.; FABRIKA, M.; SVOBODA, M.; ČERNÝ, J.; WOLFF, B.; RUIZ-PEINADO, R.; DEL RÍO, M.; 2020. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur J Forest Res* 162: 141.

RIOFRÍO, J.; DEL RÍO, M.; PRETZSCH, H.; BRAVO, F.; 2017. Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. *For Ecol Manage* 405: 219-228.

RUIZ-PEINADO, R.; HEYM, M.; DRÖSSLER, L.; CONDÉS, S.; CORONA, P.; BRAVO, F.; PRETZSCH, H.; BRAVO-OVIEDO, A.; DEL RÍO, M.; 2018. Data platforms for mixed forest research: Contributions from the EuMIXFOR network. En: BRAVO-OVIEDO, A.; PRETZSCH,

H.; DEL RÍO, M. (eds.), Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests, 73-101, Springer.

RUIZ-PEINADO, R.; PRETZSCH, H.; LÖF, M.; HEYM, M.; BIELAK, K.; ALDEA, J.; BARBEITO, I.; BRAZAITIS, G.; DRÖSSLER, L.; GODVOD, K.; GRANHUS, A.; HOLM, S.-O.; JANSON, A.; MAKRIKIEŇĖ, E.; METSLAID, M.; METSLAID, S.; NOTHDURFT, A.; OTTO JUEL REVENTLOW, D.; SITKO, R.; STANKEVIČIENĖ, G.; DEL RÍO, M.; 2021. Mixing effects on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) productivity along a climatic gradient across Europe. *For Ecol Manage* 482: 118834.

SCHNABEL, F.; SCHWARZ, J.A.; DĂNESCU, A.; FICHTNER, A.; NOCK, C.A.; BAUHUS, J.; POTVIN, C.; 2019. Drivers of productivity and its temporal stability in a tropical tree diversity experiment. *Global Change Biol* 25: 4257-4272

STECKEL, M.; DEL RÍO, M.; HEYM, M.; ALDEA, J.; BIELAK, K.; BRAZAITIS, G.; ČERNÝ, J.; COLL, L.; COLLET, C.; EHBRECHT, M.; JANSON, A.; NOTHDURFT, A.; PACH, M.; PARDOS, M.; PONETTE, Q.; REVENTLOW, D.O.J.; SITKO, R.; SVOBODA, M.; VALLET, P.; WOLFF, B.; PRETZSCH, H.; 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) - Site water supply and fertility modify the mixing effect. *For Ecol Manage* 461: 117908.

STERBA, H.; DEL RIO, M.; BRUNNER, A.; CONDES, S.; 2014. Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands. *For Syst* 23: 547-559.

TILMAN, D. ; 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80, 1455-1474.

TOÏGO, M. ; VALLET, P. ; PEROT, T. ; BONTEMPS, J.D. ; PIEDALLU, C. ; COURBAUD, B.; 2015a. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J Ecol* 103: 502-512.

TOÏGO, M.; VALLET, P.; TUILLERAS, V.; LEBOURGEOIS, F.; ROZENBERG, P.; PERRET, S.; COURBAUD, B.; PEROT, T. ; 2015b. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea* *Pinus sylvestris* stands. *For Ecol Manage* 345: 73-82.

TORRESAN, C.; DEL RÍO, M.; HILMERS, T.; NOTARANGELO, M.; BIELAK, K.; BINDER, F.; BONCINA, A.; BOSELA, M.; FORRESTER, D.I.; HOBI, M.L.; NAGEL, T.A.; BARTKOWICZ, L.; SITKOVA, Z.; ZLATANOV, T.; TOGNETTI, R.; PRETZSCH, H.; 2020. Importance of tree species size dominance and heterogeneity on the productivity of spruce-fir-beech mountain forest stands in Europe. *For Ecol Manage* 457: 117716.

VILÀ, M.; VAYREDA, J.; COMAS, L.; IBÁÑEZ, J.J.; MATA, T.; OBÓN, B.; 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecol Lett* 10: 241-50.

WILLIAMS, L. J.; PAQUETTE, A.; CAVENDER-BARES, J.; MESSIER, C.; REICH, P.B.; 2017. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nat Ecol Evol* 1: 0063.

YUAN, Z.; ALI, A.; WANG, S.; WANG, X.; LIN, F.; WANG, Y.; FANG, S.; HAO, Z.; LOREAU, M.; JIANG, L.; 2019. Temporal stability of aboveground biomass is governed by species asynchrony in temperate forests. *Ecol Indicators* 107: 105661.